Bulletin de la Société entomologique de France, **117** (2), 2012 : 199-218.

Morphologie comparée des derniers segments du gastre et des genitalia mâles des Vespidae. 1. Sous-famille des Eumeninae (Hymenoptera)

par Jacques BITSCH

30 rue du lac d'Oô, F – 31500 Toulouse <colette.bitsch@orange.fr>

Résumé. – La morphologie des différentes pièces (anneau basal, gonocoxites, volselles, aedeagus) qui composent les genitalia externes mâles des Vespidae a été étudiée en détail chez de nombreuses espèces de la faune européenne. La première partie de cette étude, consacrée à la sous-famille la plus vaste, celle des Eumeninae, a porté sur plus de 70 espèces réparties en 21 genres. Elle montre que, sous un plan général commun, les différentes structures génitales présentent une grande variabilité, selon les genres et les espèces, concernant leur forme, leurs proportions relatives et leur chétotaxie. Ces modifications structurales doivent permettre de définir des caractères précis susceptibles d'être utilisés dans des études taxonomiques et dans des analyses phylogénétiques.

Abstract. – **Comparative morphology of the last segments of the gaster and of the male genitalia of Vespidae. 1. Subfamily Eumeninae (Hymenoptera)**. The morphology of the different structures (basal ring, gonocoxites = parameral plates, gonostyli = parameral spines, volsellae and aedeagus) composing the external genitalia of male Vespidae was studied extensively in many species of the European fauna. The first part of this study, devoted to the largest subfamily, the Eumeninae, involves more than 70 species in 21 genera. The different structures show significant variability in form, relative proportions and chetotaxy, depending on the genera and species. These structural modifications should define characters that may be used in taxonomic studies and phylogenetic analyses.

Keywords. – Vespidae, Eumeninae, male genitalia, morphology, systematics, phylogeny.

Les études sur la systématique et sur la phylogénie des Hyménoptères Vespidae prennent en compte de nombreux caractères morphologiques, parmi lesquels ceux tirés des genitalia mâles ont un intérêt particulier du fait de leur grande variabilité à différents niveaux taxonomiques. Mais la plupart des observations sur les genitalia mâles des Vespidae sont limitées à des groupes restreints, les descriptions sont en général assez sommaires et utilisent des terminologies variées. A l'occasion d'une collaboration dans la rédaction d'une *Faune de France* consacrée aux Vespidae, il m'a semblé intéressant d'examiner plus en détail les différentes structures qui composent les derniers segments du gastre et les capsules phalliques de ces insectes, en comparant entre elles de nombreuses espèces classées dans plusieurs sous-familles. Cette étude apporte des données originales qui peuvent servir à définir des caractères précis utilisables en systématique et dans des analyses cladistiques. Une terminologie morphologique uniforme a été adoptée, conforme à celle le plus souvent utilisée dans les travaux récents sur différentes familles d'Aculéates.

La classification des Vespidae en sous-familles, telle qu'elle est adoptée ici, est celle de CARPENTER (1982), confirmée par diverses études plus récentes (mais en partie contestée par certains travaux utilisant des données moléculaires). Les analyses cladistiques de Carpenter ont conduit à diviser les Vespidae (ou Vespoidea) en six groupes monophylétiques considérés comme des sous-familles : Euparagiinae, Masarinae (Masarini + Gayellini), Eumeninae, Stenogastrinae, Polistinae et Vespinae. Notre travail a porté sur des représentants des quatre sous-familles de la faune européenne : Masarinae, Eumeninae, Polistinae et Vespinae. La présente note est consacrée aux genitalia mâles des Eumeninae, la sous-famille la plus riche en genres et espèces; deux autres notes devront suivre, l'une consacrée aux Masarinae, l'autre à l'ensemble des Vespinae et Polistinae.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Liste des espèces étudiées. – Le présent travail a porté sur 74 espèces et sous-espèces, réparties sur 21 genres. Toutes les espèces étudiées proviennent de la faune européenne qui compte environ 37 genres. Les déterminations ont été effectuées par Hubert Tussac et Bruno Gereys, quelques-unes vérifiées par Joseph Gusenleitner et par Leopoldo Castro.

Alastor atropos Lepeletier, 1841
Allodynerus delphinalis delphinalis (Giraud, 1866)
A. floricola floricola (Saussure, 1853)
A. koenigi (Dusmet, 1917)
A. rossii (Lepeletier, 1841)
Ancistrocerus auctus (Fabricius, 1793)
A. biphaleratus triphaleratus (Saussure, 1855)
A. claripennis claripennis Thomson, 1874
A. dusmetiolus (Strand, 1914)
A. gazella (Panzer, 1798)
A. longispinosus longispinosus (Saussure, 1855)
A. nigricornis (Curtis, 1826)
A. oviventris oviventris (Wesmael, 1836)
Antepipona deflenda (Saunders, 1853)
A. doursii (Saunders, 1855)
A. orbitalis orbitalis (Herrich-Schaeffer, 1839)
Delta unguiculatum unguiculatum (Villers, 1789)
Discoelius dufourii Lepeletier, 1841
D. zonalis (Panzer, 1801)
Eumenes coarctatus coarctatus (Linné, 1758)
E. coarctatus coronatus (Panzer, 1799)
E. cyrenaicus Blüthgen, 1938
E. dubius dubius Saussure, 1852
E. mediterraneus mediterraneus Kriechbaumer, 1879
E. papillarius papillarius (Christ, 1791)
E. punctaticlypeus punctaticlypeus Giordani Soika, 1943
E. subpomiformis Blüthgen, 1938
Euodynerus curictensis Blüthgen, 1940
E. dantici dantici (Rossi, 1790)
E. hellenicus Blüthgen, 1942
E. posticus (Herrich-Schaeffer, 1841)
E. quadrifasciatus quadrifasciatus (Fabricius, 1793)
E. variegatus variegatus (Fabricius, 1793)
Eustenancistrocerus amadanensis (Saussure, 1855)
E. blanchardianus (Saussure, 1855)
Gymnomerus laevipes laevipes (Shuckard, 1837)
Katamenes arbustorum arbustorum (Panzer, 1799)
Leptochilus alpestris iberobarbarus Blüthgen, 1953
L. beaumonti Giordani Soika, 1953
L. moustierensis Giordani Soika, 1973
L. duplicatus duplicatus (Klug, 1835)
L. lucidus lucidus (Giordani Soika, 1941)
L. medanae (Gribodo, 1886)
L. modestus (Kostylev, 1935)
L. regulus (Saussure, 1855)
L. tarsatus (Saussure, 1855)
Microdynerus exilis (Herrich-Schaeffer, 1839)
M. longicollis longicollis Morawitz, 1895
M. nugdunensis nugdunensis (Saussure, 1855)
M. parvulus (Herrich-Schaeffer, 1838)
M. perezi (Berland, 1927)
M. timidus timidus (Saussure, 1856)
Odynerus albopictus albopictus (Saussure, 1856)
O. consobrinus consobrinus Dufour, 1839
O. dusmeticus Giner Marí 1945
O. melanocephalus melanocephalus (Gmelin, 1790)
O. poecilus Saussure, 1856
O. reniformis (Gmelin, 1790)
O. spinipes spinipes (Linné, 1758)
Paragymnomerus spiricornis spiricornis (Spinola, 1805)
Parodontodynerus ephippium ephippium (Klug, 1817)
Pterocheilus luteiscapus Gusenleitner, 1979
Stenodynerus bluethgeni van der Vecht, 1971
S. chevrieranus (Saussure, 1855)
S. fastidiosissimus fastidiosissimus (Saussure, 1855)
S. fastidiosissimus laborans (Costa, 1882)
S. xanthomelas (Herrich-Schaeffer, 1839)
Symmorphus allobrogus (Saussure, 1855)
S. bifasciatus (Linné, 1761)
S. crassicornis (Panzer, 1798)
S. gracilis (Brullé, 1832)
S. murarius (Linné, 1758)
Syneudynerus egregius egregius (Herrich-Schaeffer, 1839)
Tropidodynerus flavus flavus (Lepeletier, 1841)

L'étude des genitalia mâles a été réalisée d'après des préparations observées à la loupe binoculaire et ensuite au microscope optique. De nombreuses préparations microscopiques nous ont été aimablement données par Hubert Tussac. Faute des moyens nécessaires, une étude au microscope électronique à balayage n'a pu être réalisée ; elle aurait permis de compléter utilement les observations au microscope optique, au moins en ce qui concerne l'aspect général des pièces et leur chétotaxie. Mais pour une étude détaillée des structures anatomiques et des rapports entre les divers constituants, la microscopie optique appliquée à des préparations éclaircies fournit au morphologiste de meilleures informations.

Les techniques utilisées sont classiques : éclaircissement dans une solution de potasse, déshydratation et montage au baume du Canada après dissection des différentes pièces génitales. La principale difficulté concerne l'orientation des pièces dans les préparations microscopiques. En effet, selon l'angle de vue, les formes d'une même structure peuvent paraître différentes ; certains détails ne sont visibles que sous un angle donné. Ceci est surtout vrai pour les volselles, de sorte qu'il convient de considérer avec une certaine prudence les dessins présentés, en s'attachant plus à des détails de structure qu'à la forme générale de l'organe. Pour chaque espèce étudiée, la capsule génitale dans son ensemble, en vue ventrale, puis en vue dorsale, ainsi que les différentes pièces qui la composent, ont été examinées au microsope Wild M5 équipé d'un tube à dessin. Les figures reproduites dans ce travail reprennent quelques-uns des dessins originaux, en les simplifiant parfois pour mieux faire ressortir leurs caractéristiques morphologiques. La chétotaxie n'a été que très partiellement prise en compte ; elle serait à compléter dans le cas d'une étude taxonomique fine.

RÉSULTATS

Généralités sur les derniers segments du gastre et les genitalia mâles des Eumeninae. – Le *gastre*, ou *metasoma*, des Hyménoptères Aculéates correspond à l'abdomen moins le premier segment qui est annexé au thorax. Le dernier segment apparent du gastre, chez les mâles d'Eumeninae, présente une grande plaque dorsale, le tergite 7 (= tergite abdominal VIII), à bord postérieur largement arrondi et à bord antérieur renforcé, concave, par exemple dans le cas de *Discoelius dufourii* (fig. 1). La surface du tergite 7 est couverte de soies plus nombreuses et plus longues à l'apex, variables selon les taxa ; le tergite 7 porte la dernière paire de stigmates. Le tergite 8 du gastre (= tergite abdominal IX) est réduit à une petite plaque ovalaire en majeure partie membraneuse, légèrement renforcée sur ses bords latéraux (fig. 2). La dernière plaque ventrale du gastre est composite, résultant de l'union des sternites 7 et 8 (= sternites abdominaux VIII et IX) ; chez la plupart des Eumeninae les sternites 7 et 8 sont intimement soudés (fig. 3), mais dans quelques genres d'Eumeninae (fig. 4) et chez les Masarinae les deux sternites sont mieux distincts, confirmant l'interprétation de SNODGRASS (1941) sur la double constitution de la dernière plaque ventrale. Le bord proximal renforcé du

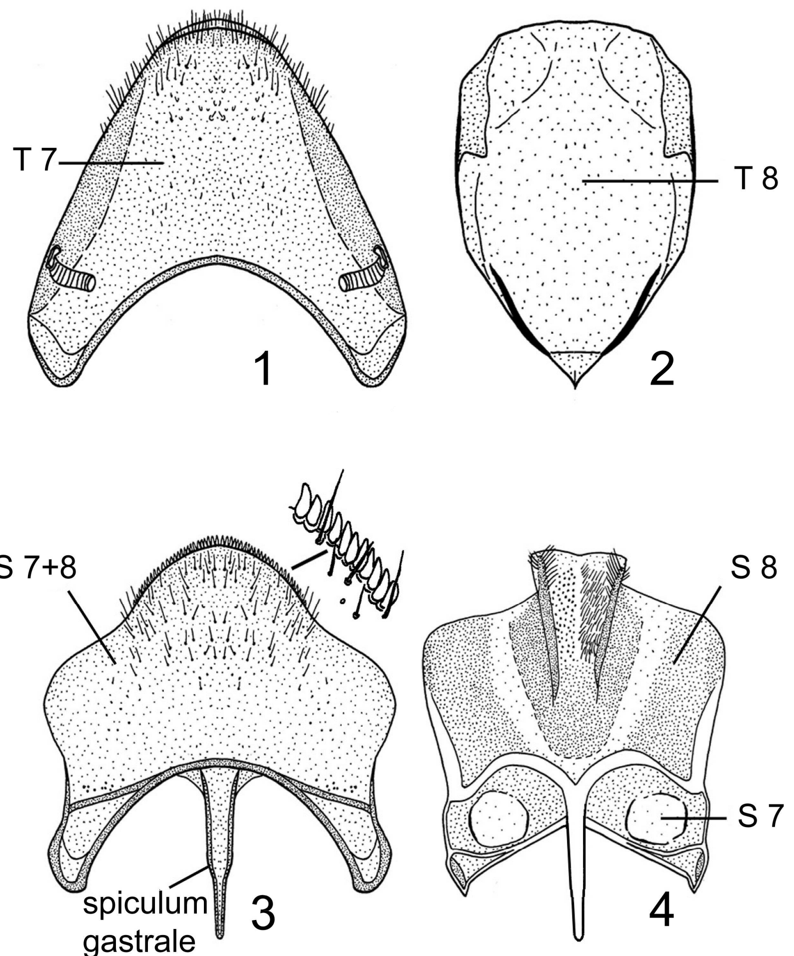


Fig. 1-4. – Tergites et sternites des derniers segments du gastre du mâle ; dans tous les dessins de cette figure et des figures suivantes, la partie postérieure des pièces est orientée vers le haut. – 1, Tergite 7 du gastre de *Discoelius dufourii* Lepeletier. – 2, Tergite 8 de *D. dufourii*. – 3, Sternite 7 + 8 du gastre de *D. dufourii* et détail des épines au bord postérieur du sternite 8. – 4, Sternite 7 + 8 du gastre de *Katamenes arbustorum* (Panzer).

sternite 8 se prolonge par un apodème médian plus ou moins long et plus ou moins étroit, le *spiculum gastrale* ("apodema sternalis" ou "median basal apodeme" de SNODGRASS, 1941). La surface du sternite 7-8 est munie de soies plus ou moins nombreuses, surtout à l'apex ; chez certaines espèces les bords antéro-latéraux du sternite portent une rangée de soies modifiées en épines aplaties (fig. 3).

La capsule phallique, ou appareil copulateur mâle, est normalement recouverte par les derniers segments du gastre. La terminologie adoptée ici pour désigner les différentes pièces sclérifiées qui le composent suppose une origine appendiculaire des genitalia d'insectes (voir Discussion). Elle diffère en partie de celle employée par SNODGRASS (1941). Des équivalences entre diverses terminologies utilisées chez les Vespidae sont résumées dans le tableau I.

Le complexe phallique des Eumeninae comporte une courte pièce proximale indivise, l'*anneau basal*, plus ou moins fortement sclérifié sur ses faces ventrale et latérales, mais très réduit et entièrement membraneux sur la face dorsale. Cet anneau communique largement à sa base avec la cavité générale de l'abdomen, et à son apex avec la cavité du reste de la capsule phallique. Sur l'anneau basal s'articule une paire de *gonocoxites* ("parameral plates" de Snodgrass), grands sclérites allongés, ayant en coupe transverse la forme d'un demi-cercle, larges à la base et progressivement rétrécis apicalement (fig. 5-6). Les bords médio-ventraux des gonocoxites, rapprochés à la base, s'écartent ensuite, mais se rapprochent de nouveau, formant une paire de *lobes ventraux,* chaque lobe terminé le plus souvent par une apophyse pointue dirigée vers la base de la capsule phallique. Au-delà, les bords ventraux des gonocoxites divergent rapidement. La partie apicale de chaque gonocoxite (lobe distal ou "paramere") est en général arrondie, parfois plus ou moins tronquée ou pointue. Chaque gonocoxite porte un *gonostyle* allongé ("parameral spine"), dont la base est longuement soudée à la partie latéro-dorsale du gonocoxite correspondant, tandis que la partie distale libre, progressivement rétrécie, s'étend bien au-delà de l'extrémité du gonocoxite. La partie

Tableau I. – Terminologie comparée des genitalia mâles de différents Vespidae, ou d'Hymenoptera en général, selon les auteurs.

MÓCZÁR (1938)	SNODGRASS (1941)	RICHARDS (1956)	GIORDANI SOIKA (1958, 1969)
Odynerus s. l.	**Hymenoptera**	**Hymenoptera**	**Eumeninae, Discoeliinae**
annulus	basal ring	basal ring	
valva externa (volsella)	parameral plate (basiparamere), paramere	basiparamere	gonocoxiti
spina	parameral spine	parameral spine	stili
valva interna (volsella)	volsella	volsella	
	lamina volsellaris (basivolsella)	lamina volsellaris	basivolsella
	volsella ridge		
	cuspis	cuspis	
(sagitta ?)	digitus	digitus	digitus
spatha	aedeagus	aedeagus	edeago
	penis valves	penis valves	
			lobi basali e mediani
	median rod		
	aedeagal apodeme		apodemi
	basal arm		lamina dorsale

distale du gonostyle différencie elle-même une partie terminale rétrécie qui est accompagnée d'une étroite lamelle translucide (fig. 7-8). Dans certains genres, la partie distale du gonostyle, avant la partie terminale, porte un groupe de longues soies (fig. 9).

Au bord médio-ventral de chaque gonocoxite est attaché un appendice particulier, la *volselle* (fig. 5, 10), qui comporte une partie principale, le *corps volsellaire* ("lamina volsellaris" ou "volsellar plate" de Snodgrass), et deux lobes apicaux, un lobe externe fixe, la *cuspis*, et un lobe interne plus grand, articulé à sa base, le *digitus*. Le corps volsellaire, plus ou moins allongé, est en général faiblement sclérifié et couvert d'une pilosité peu dense, sauf dans certaines espèces où la pilosité devient beaucoup plus développée. Le bord médial du corps volsellaire est renforcé par un sclérite allongé, la *crête volsellaire* ("carina volsellaris" ou "volsellar ridge"), qui peut elle-même avoir une constitution complexe. A sa base, la crête volsellaire s'incurve de façon plus ou moins prononcée, formant un *bras basal* ou *lobe basal*, plus ou moins distinct, de longueur et de forme variables, souvent épaissi. Le lobe externe, ou *cuspis*, est une pièce triangulaire courte, placée latéro-dorsalement par rapport au digitus et souvent cachée par lui (en examinant les genitalia par leur face ventrale). La cuspis est en continuité avec le corps volsellaire ; dans sa partie moyenne, la cuspis présente un renflement, le *lobe médial de la cuspis*, portant un groupe de conules (groupe C3, voir ci-dessous). Enfin à sa base, la cuspis se prolonge par une forte *racine* arquée ("dorsal apodeme"), dirigée médialement, dont l'extrémité vient au contact de la partie distale de la crête volsellaire. Le lobe interne, ou *digitus*, comporte un *lobe distal* plus ou moins allongé, faiblement sclérifié, en général membraneux à l'apex. La partie proximale du lobe distal s'élargit pour former le *lobe basal du digitus*, à bords arrondis, plus ou moins saillant. Une partie de la surface du lobe basal porte de nombreux *conules* bruns microscopiques, nettement séparés les uns des autres et articulés à leur base (fig. 11). Ces conules sont des phanères modifiés qui correspondent probablement à des sensilles fournissant des informations sensorielles aux centres nerveux ; mais leur rôle exact est inconnu. D'après leur position, on peut distinguer trois groupes de conules : le groupe C1 est placé sur le lobe basal du digitus ; le groupe C2, comprenant des conules semblables aux précédents, mais un peu plus petits et plus rapprochés les uns des

BOHART & STANGE (1965)	CARPENTER (1982)	HERMES & MELO (2008)	PRÉSENT ARTICLE
Eumeninae	**Vespidae**	**Eumeninae**	**Eumeninae**
basal ring	basal ring		anneau basal
gonobase	paramere	paramere	gonocoxite
gonostyle	parameral spine	parameral spine	gonostyle
	volsella	volsella	volselle
basivolsella	lamina volsellaris	(lamella ?)	corps volsellaire
			carène volsellaire
cuspis	cuspis	cuspis	cuspis
digitus	digitus	digitus	digitus
aedeagus	aedeagus	aedeagus	aedeagus
			valves péniennes
		ventral process	lobe ventral des valves péniennes
			baguette dorsale
	apodeme	lateral apodeme	apodème basal
	ventral process	basal apodeme	plaque basale

autres, se place sur la partie proximale rétrécie du lobe basal du digitus, cette partie formant un court pédoncule plus ou moins distinct ; enfin le groupe C3 est placé sur le lobe médial de la cuspis (voir ci-dessus). En outre chaque digitus présente deux racines ("basal rami of digitus"), une *racine ventrale* en forme de grand sclérite triangulaire qui vient s'articuler sur le bord distal de la crête volsellaire, et une *racine dorsale* beaucoup plus petite, souvent mal visible, dont l'extrémité vient buter contre la racine de la cuspis.

A peu près au centre de l'ensemble constitué par les gonocoxites et les volselles se place l'*aedeagus* médian (fig. 5, 12). La partie distale allongée de l'aedeagus, qui résulte de l'union de deux *valves péniennes*, est souvent renflée à l'apex, formant la *tête de l'aedeagus*. Chaque valve pénienne présente, à sa partie basale, un *lobe ventral*, dont la taille et la forme varient beaucoup selon les taxa. Une vue ventrale et une vue latérale sont souvent nécessaires pour apprécier exactement la forme, parfois compliquée, des lobes ventraux des valves péniennes. La paroi latéro-ventrale des lobes ventraux est fortement épaissie, creusée de fins canalicules s'ouvrant à l'extérieur par de petits pores. Les valves péniennes sont accompagnées d'une *baguette dorsale* plus sclérifiée qui s'étend sur toute la longueur de la partie distale de l'aedeagus. A leur base, les valves péniennes se prolongent par deux longs *apodèmes basaux*, souvent coudés, portant non loin de leur base une apophyse à bords arrondis, qui sert d'attache à des muscles moteurs de l'aedeagus. Chaque apodème est creusé, dans sa partie distale, d'un fin canalicule qui se termine par une petite ampoule ovale située à une certaine distance avant l'extrémité apicale de l'apodème. Chez certaines espèces, la partie proximale de chaque apodème basal présente un renflement latéral, le *lobe accessoire* (*lac*, fig. 48 et 55). Entre les apodèmes droit et gauche se trouve une plaque sclérifiée médiane de forme triangulaire allongée, et de longueur variable. Cette *plaque basale* de l'aedeagus est une sclérification de la paroi

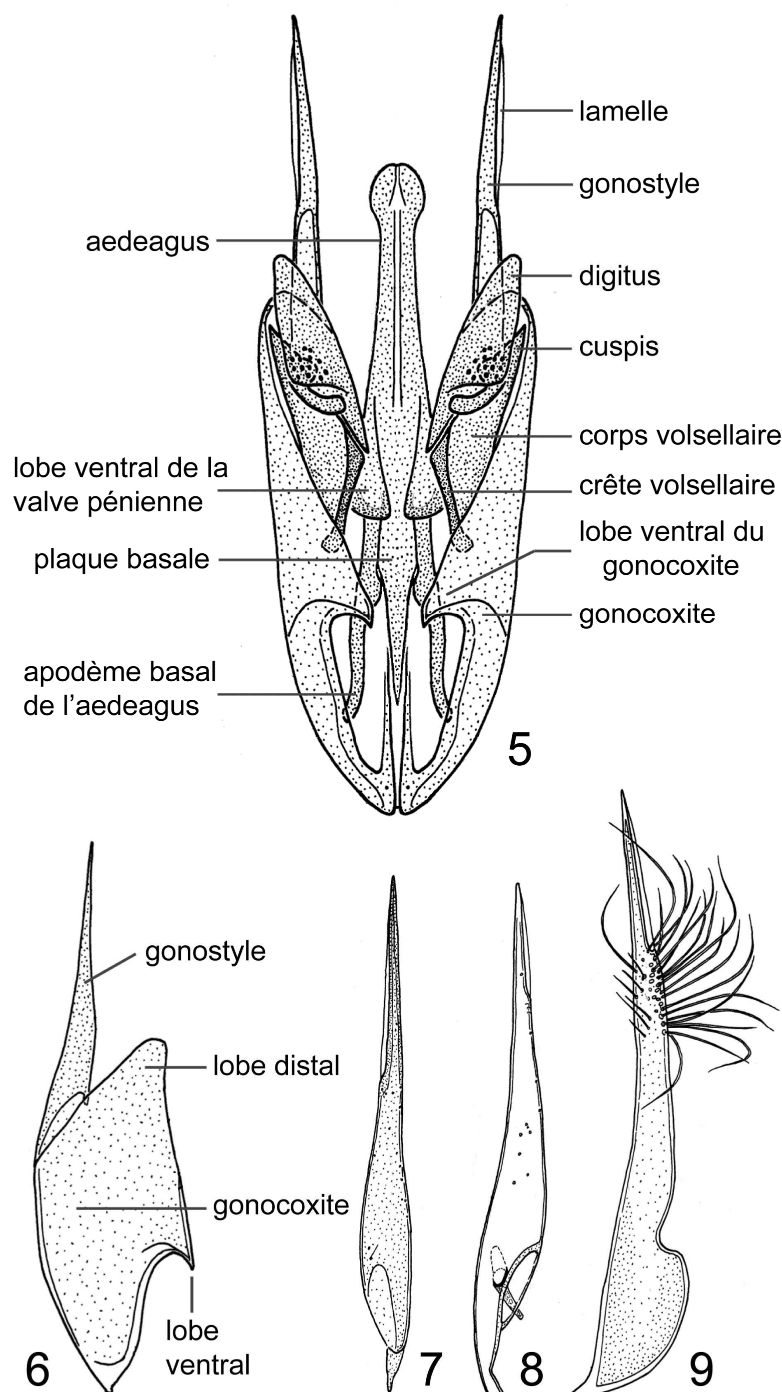


Fig. 5-9. – 5, Capsule phallique d'*Ancistrocerus longispinosus* (Saussure), vue ventrale, l'anneau basal ôté. Par convention, dans ce dessin et les dessins suivants, les pièces sclérifiées ont été représentées recouvertes d'un pointillé d'autant plus dense que leur sclérification et leur pigmentation sont plus fortes. – 6, Gonocoxite droit d'*Euodynerus curictensis* Blüthgen, vue ventrale. – 7-9, Gonostyles : 7, *Allodynerus rossii* (Lepeletier) ; 8, *Microdynerus perezi* (Berland) ; 9, *Katamenes arbustorum* (Panzer).

dorsale, essentiellement membraneuse, qui réunit les deux apodèmes. Chez certaines espèces, la plaque basale semble manquer, mais cela résulte probablement du fait que, dans ce cas, la paroi dorsale de l'aedeagus est restée entièrement membraneuse. Enfin, chez quelques espèces, par exemple chez divers *Odynerus* (fig. 54-55), on observe en plus la présence d'un très petit *sclérite médio-ventral*, situé entre les bases des apodèmes ; c'est une sclérification de la membrane ventrale qui unit les deux apodèmes basaux, elle se détache de l'aedeagus lors d'une dissection.

Morphologie comparée des volselles. – Le texte qui suit fournit une brève description des volselles, et plus loin des aedeagus, chez les différents genres d'Eumeninae étudiés, classés par ordre alphabétique. En principe, chaque description, accompagnée d'une figure, porte sur une seule espèce du genre mais pour certains les genitalia de deux ou trois espèces ont été représentés afin de tenir compte de la variabilité intragénérique des caractères.

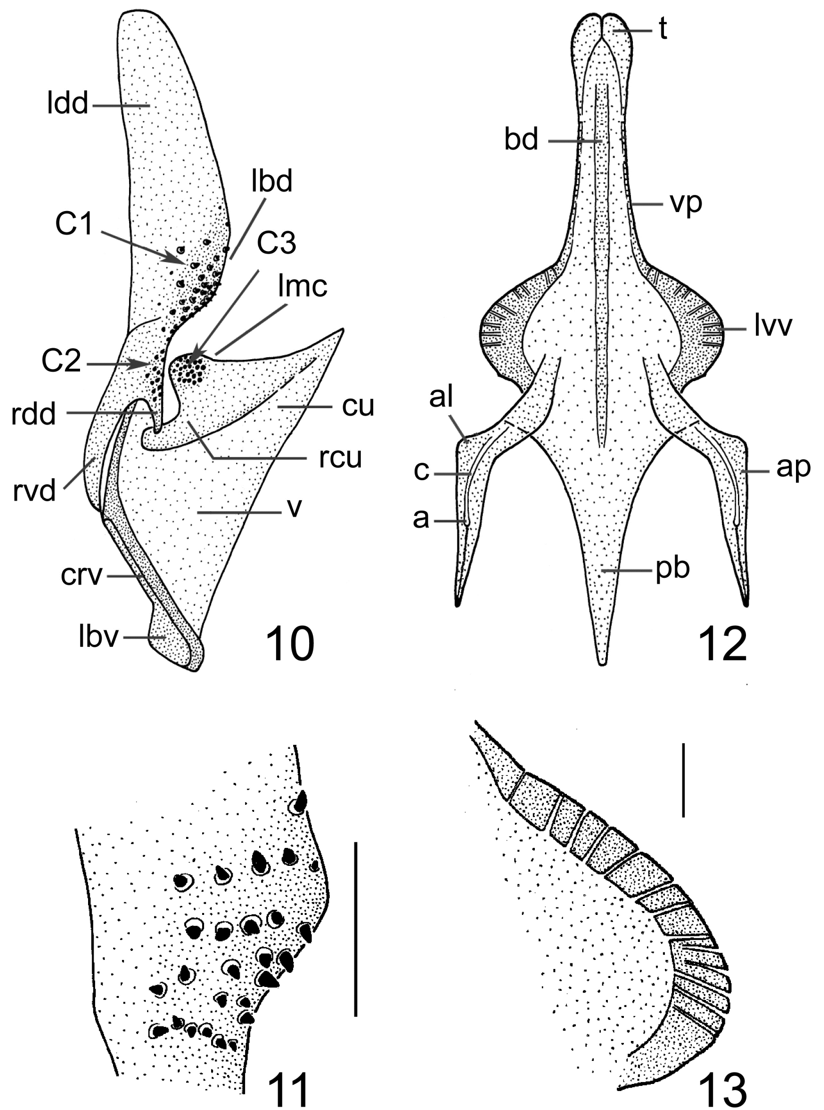


Fig. 10-13. – 10, Volselle gauche d'*Ancistrocerus nigricornis* (Curtis), vue ventrale semi-schématique, les soies non figurées, la cuspis écartée du digitus. – 11, Détail de quelques conules portés par le lobe basal du digitus (échelle : 0,1 mm). – 12, Aedeagus d'*Eustenancistrocerus blanchardianus* (Saussure), un peu aplati, en vue ventrale. – 13, Détail du lobe ventral d'une valve pénienne d'*E. blanchardianus* montrant les canalicules qui traversent la cuticule épaissie (échelle : 0,1 mm) (*a*, ampoule ; *al*, apophyse latérale ; *ap*, apodème basal ; *bd*, baguette dorsale ; *c*, canalicule ; *C1*, *C2* et *C3*, groupes de conules ; *crv*, crête volsellaire ; *cu*, cuspis ; *lbd*, lobe basal du digitus ; *lbv*, lobe basal de la crête volsellaire ; *ldd*, lobe distal du digitus ; *lmc*, lobe médial de la cuspis ; *lvv*, lobe ventral de la valve pénienne ; *pb*, plaque basale ; *rcu*, racine de la cuspis ; *rdd* et *rvd*, racine dorsale et racine ventrale du digitus ; *t*, tête de l'aedeagus ; *v*, corps volsellaire ; *vp*, valve pénienne).

Alastor Lepeletier, 1841 (fig. 14). Corps volsellaire étroit ; crête volsellaire assez étroite, coudée, le bras basal grand, élargi. Cuspis en triangle court. Digitus allongé, étroit, à côtés subparallèles, le lobe basal proéminent, la racine ventrale bien développée.

Allodynerus Blüthgen, 1938 (fig. 15). Corps volsellaire large, couvert de petites soies ; crête volsellaire étroite, allongée, arquée, le bras basal non élargi ; chez plusieurs espèces, des soies assez longues se trouvent sur la crête volsellaire et, à son voisinage, sur le corps volsellaire. Cuspis triangulaire plus ou moins développée selon les espèces. Digitus formant une structure large et courte, munie de conules bruns espacés sur une grande partie de sa surface ; lobe basal court, arrondi ; racine ventrale longue.

Ancistrocerus Wesmael, 1836 (fig. 10). Corps volsellaire allongé, moyennement large ; crête volsellaire étroite, allongée, le bras basal élargi. Cuspis en triangle court, le lobe médial saillant. Digitus allongé, progressivement rétréci vers l'apex; il porte en général de longues soies dirigées médialement ; lobe basal peu saillant ; grande racine ventrale. Présence de soies longues et fines, espacées, sur le corps volsellaire, sur le digitus et sur la cuspis.

Antepipona Saussure, 1855 (fig. 16). Corps volsellaire assez allongé, muni de soies assez longues ; crête volsellaire étroite, anguleuse, le bras basal non élargi. Cuspis triangulaire, très allongée chez *A. deflenda*. Digitus allongé, rétréci distalement, portant de nombreuses soies parfois épaissies, les marginales plus grandes; lobe basal peu saillant ; racine ventrale forte.

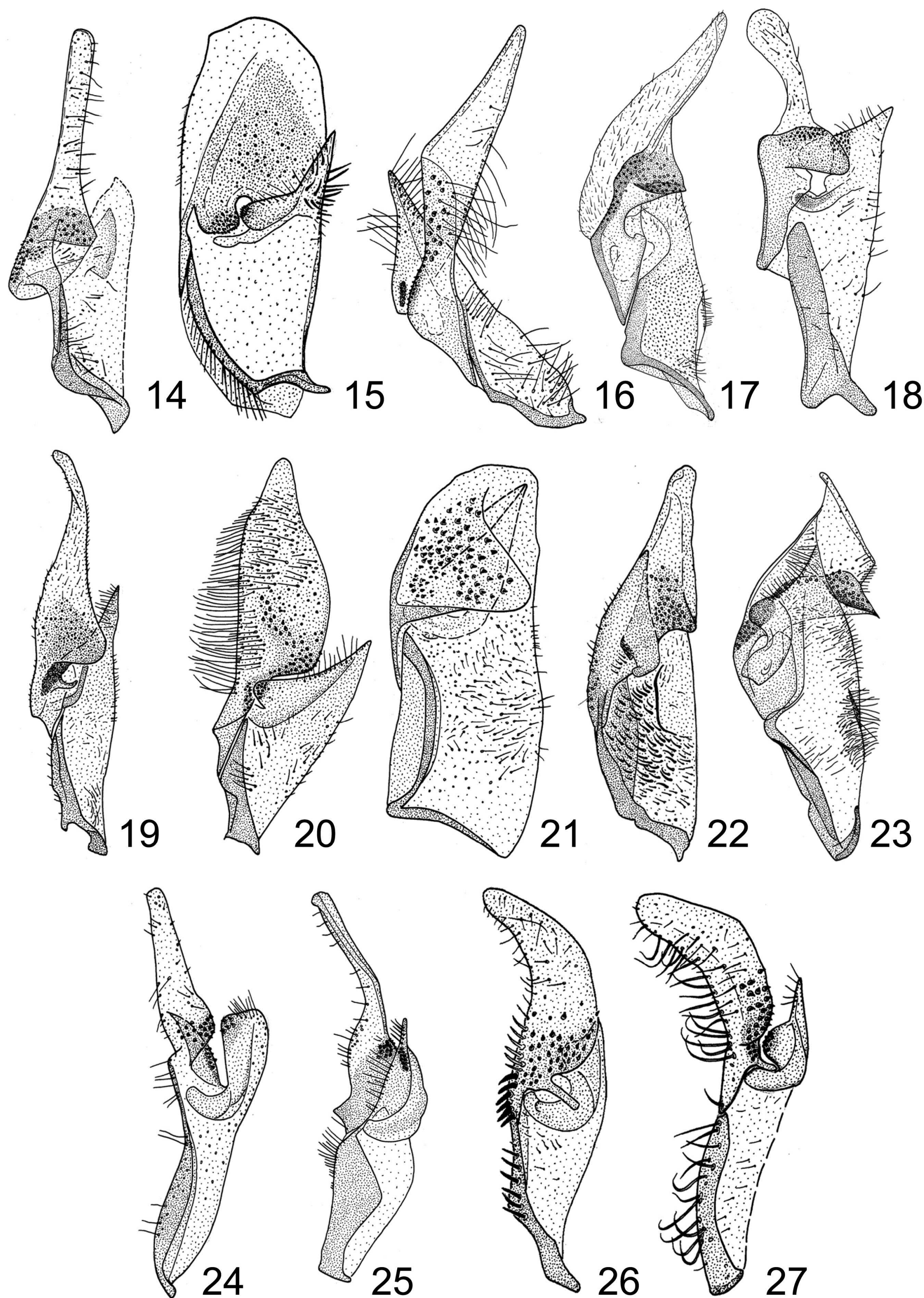


Fig. 14-27. – Volselles de différents Eumeninae, en vue ventrale ; échelles variées. – 14, *Alastor atropos* Lepeletier. – 15, *Allodynerus floricola floricola* (Saussure). – 16, *Antepipona orbitalis* (Herrich-Schaeffer). – 17, *Delta unguiculatum* (Villers). – 18, *Discoelius dufourii* Lepeletier. – 19, *Eumenes punctaticlypeus* Giordani Soika. – 20, *Euodynerus dantici* (Rossi). – 21, *Eustenancistrocerus blanchardianus* (Saussure). – 22, *Gymnomerus laevipes* (Shuckard). – 23, *Katamenes arbustorum* (Panzer). – 24, *Leptochilus alpestris iberobarbarus* Blüthgen. – 25, *Leptochilus duplicatus* (Klug). – 26, *Microdynerus longicollis longicollis* Morawitz. – 27, *Microdynerus parvulus* (Herrich-Schaeffer).

Delta Saussure, 1855 (fig. 17). Corps volsellaire grand, assez large, portant de nombreuses soies droites formant une courte brosse ; crête volsellaire allongée, coudée en un angle presque droit, le bras basal allongé. Cuspis assez courte, triangulaire. Digitus grand, beaucoup plus long que la cuspis, muni d'un grand lobe basal triangulaire couvert de conules ; racine ventrale très forte.

Discoelius Latreille, 1809 (fig. 18). Corps volsellaire allongé muni de soies courtes, espacées ; crête volsellaire formant un large ruban terminé par un court bras basal. Cuspis en triangle court. Digitus allongé, un peu élargi distalement ; lobe basal large et arrondi, saillant, muni de nombreux conules ; racine ventrale forte.

Eumenes Latreille, 1802 (fig. 19). Corps volsellaire allongé ne portant que des soies courtes ou moyennes disséminées ; crête volsellaire longue, étroite, pourvue à sa base, du côté médial, d'une grande échancrure limitée apicalement par une dent pointue et proximalement par le bras basal court et élargi. Cuspis en triangle allongé, le lobe médial court mais saillant, muni de conules. Digitus très allongé, progressivement rétréci vers l'apex ; lobe basal large, arrondi, couvert de conules bruns ; racine ventrale forte mais assez courte ; racine dorsale courte et arquée.

Euodynerus Dalla Torre, 1904 (fig. 20). Corps volsellaire court ; crête volsellaire forte, le bras basal élargi. Cuspis en triangle court et large. Digitus formant un grand lobe muni, au moins chez certaines espèces, de nombreuses soies assez longues ; lobe basal très peu saillant; racine ventrale forte.

Eustenancistrocerus Blüthgen, 1938 (fig. 21). Corps volsellaire large, couvert de petites soies ; crête volsellaire coudée en angle droit, le bras basal étroit, allongé. Cuspis en triangle large et court. Digitus très large, à peine plus long que la cuspis, avec un grand lobe ventral muni de conules bruns espacés ; racine ventrale bien développée.

Gymnomerus Blüthgen, 1938 (fig. 22). Corps volsellaire assez allongé muni de nombreuses soies courtes et épaissies ; crête volsellaire large, arquée, rétrécie à l'apex. Cuspis triangulaire. Digitus plus long que la cuspis, rétréci distalement, le lobe basal largement arrondi ; racine ventrale moyennement développée.

Katamenes Meade-Waldo, 1910 (fig. 23). Corps volsellaire grand, allongé, muni de petites soies ordinaires et, en plus, d'une plaque sétigère latérale portant un groupe serré de longues soies formant une sorte de brosse. Cuspis avec un lobe médial fort couvert de conules. Digitus assez court et large avec un lobe basal saillant, triangulaire ; racine ventrale bien développée.

Leptochilus Saussure, 1853 (fig. 24-25). Corps volsellaire allongé portant de courtes soies ; crête volsellaire large, rétrécie à la base. Cuspis courte, arrondie à l'apex ou triangulaire et pointue, selon l'espèce. Digitus allongé, portant quelques soies plus grandes dirigées médialement ; lobe basal peu saillant, muni de nombreux conules.

Microdynerus Thomson, 1874 (fig. 26-27). Corps volsellaire assez allongé ; crête volsellaire plus ou moins recourbée à la base, portant une série de soies épaissies brunâtres. Cuspis courte, le lobe médial épais, saillant. Digitus assez allongé, rétréci distalement ; son bord médial, vers la base et sur la racine ventrale, porte des soies modifiées de façon variable selon les espèces, soit courtes et épaisses, spiniformes, soit plus longues et recourbées à l'extrémité.

Odynerus Latreille, 1802 (fig. 28-30). Deux types différents de volselles s'observent chez les *Odynerus* examinés ici. Chez les espèces du sous-genre *Odynerus*, comme *O. dusmeticus* (fig. 29), *O. melanocephalus*, *O. poecilus* et *O. spinipes*, le corps volsellaire est court et très large, muni de nombreuses soies courtes et épaisses ; la crête volsellaire est très large, avec un bras basal plus étroit, coudé à angle droit ; le digitus est moyennement développé, son bord médial pourvu de longues soies. Une structure semblable se trouve chez *O. consobrinus* (fig. 28), rattaché au sous-genre *Monoplomerus* Blüthgen, 1941 (= *Allogymnomerus* Blüthgen, 1951). Par contre chez les espèces du sous-genre *Spinocoxa* Blüthgen, 1938, comme *O. albopictus* et *O. reniformis* (fig. 30), le corps volsellaire est beaucoup plus étroit et allongé, la crête volsellaire est étroite, à peine recourbée à la base ; il n'y a pas de soies spécialisées, ni sur le corps volsellaire, ni au bord médial du digitus.

Paragymnomerus Blüthgen, 1938 (fig. 31). Corps volsellaire court, son bord médial muni de nombreuses soies assez longues formant une sorte de brosse ; crête volsellaire peu large, apparaissant divisée distalement en deux branches. Cuspis étroite et allongée. Digitus très long, légèrement arqué, à côtés subparallèles, son bord médial muni de nombreuses soies.

Parodontodynerus Blüthgen, 1938 (fig. 32). Corps volsellaire allongé, étroit ; crête volsellaire également allongée, presque rectiligne. Cuspis allongée, avec un fort lobe médial saillant. Digitus un peu plus long que la cuspis, muni d'un grand lobe ventral sclérifié couvert de conules bruns (plus de 100 conules, ceux du pourtour plus longs que les autres).

Pterocheilus Klug, 1805 (fig. 33). Corps volsellaire étroit et allongé ; crête volsellaire assez large, composée de plusieurs baguettes sclérifiées, le bras basal disposé transversalement. Cuspis assez allongée. Digitus grand et large, le lobe basal arrondi, peu saillant.

Stenodynerus Saussure, 1863 (fig. 34). Corps volsellaire couvert de petites soies ; crête volsellaire allongée, étroite, le bras basal court, élargi, dirigé obliquement vers le côté. Cuspis bien développée. Digitus un peu ou beaucoup plus long, selon les espèces, que la cuspis, son bord médial muni de grandes soies, le lobe ventral large et arrondi ; racine ventrale du digitus assez longue.

Symmorphus Wesmael, 1836 (fig. 35). Corps volsellaire allongé, couvert de soies moyennes à longues ; crête volsellaire allongée, légèrement courbée, le bras basal élargi. Cuspis assez grande, triangulaire, à lobe médial bien développé. Digitus allongé, plus ou moins rétréci apicalement, son bord médial muni de soies assez grandes ; lobe basal du digitus plus ou moins distinct, muni de conules (non représentés sur la figure) ; grande racine ventrale.

Syneuodynerus Blüthgen, 1951 (fig. 36). Corps volsellaire étroit, allongé ; crête volsellaire presque rectiligne, munie de nombreuses soies assez longues. Cuspis courte. Digitus allongé, à côtés subparallèles, le bord médial muni de soies assez longues ; lobe basal à peine saillant, portant des conules espacés.

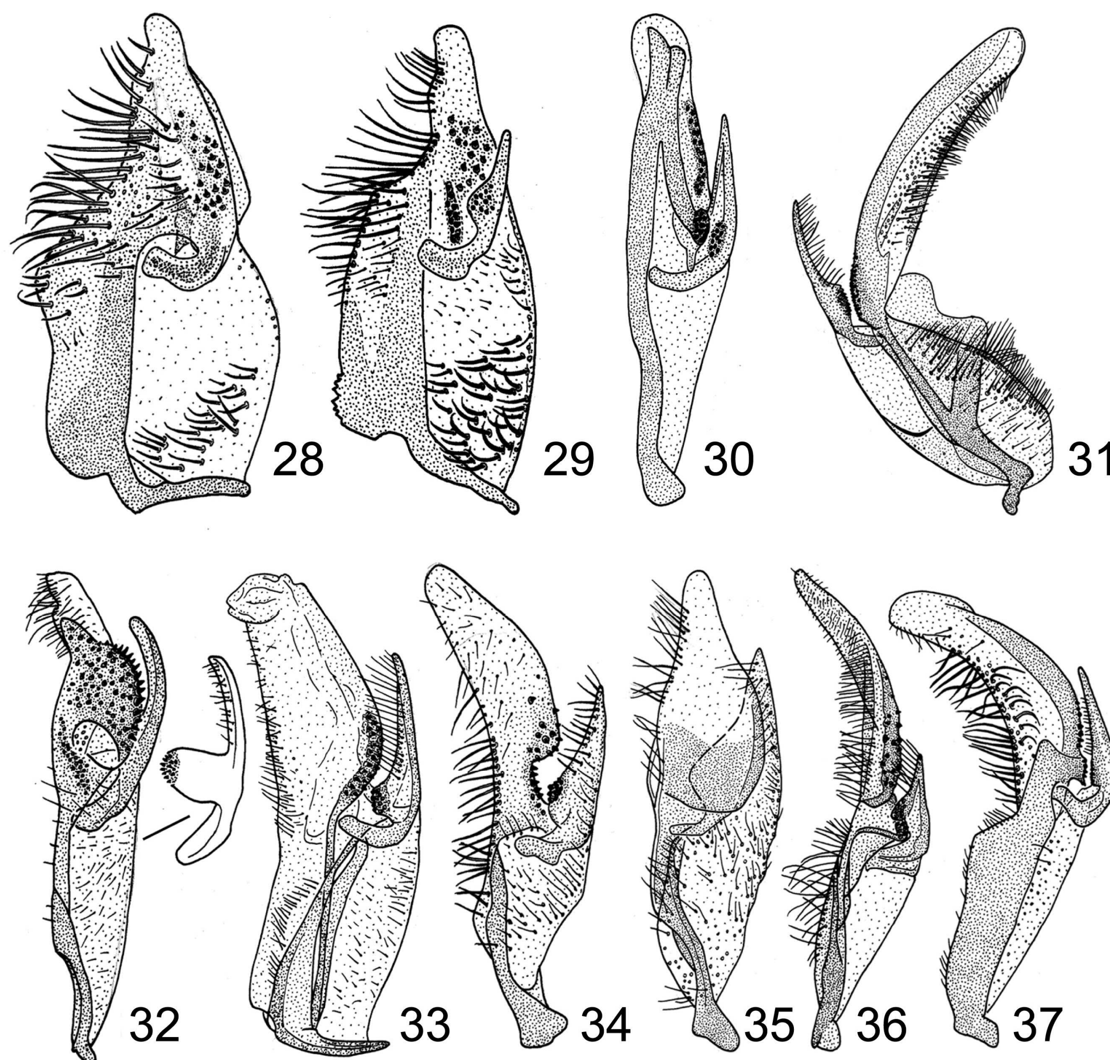


Fig. 28-37. – Volselles de différents Eumeninae, en vue ventrale. – 28, *Odynerus* (*Monoplomerus*) *consobrinus consobrinus* Dufour. – 29, *Odynerus* (*Odynerus*) *dusmeticus* Giner Marí. – 30, *Odynerus* (*Spinocoxa*) *reniformis* (Gmelin). – 31, *Paragymnomerus spiricornis spiricornis* (Spinola). – 32, *Parodontodynerus ephippium ephippium* (Klug), avec cuspis isolée. – 33, *Pterocheilus luteiscapus* Gusenleitner. – 34, *Stenodynerus xanthomelas* (Herrich-Schaeffer). – 35, *Symmorphus murarius* (Linné). – 36, *Syneuodynerus egregius egregius* (Herrich-Schaeffer). – 37, *Tropidodynerus flavus flavus* (Lepeletier).

Tropidodynerus Blüthgen, 1939 (fig. 37). Corps volsellaire étroit, allongé ; crête volsellaire très large, presque rectiligne, recourbée seulement à la base. Cuspis en triangle allongé. Digitus assez long et fort, muni de soies assez longues sur son bord médial.

Morphologie comparée des aedeagus

Alastor (fig. 38). Partie distale de l'aedeagus fortement rétrécie vers l'apex, progressivement élargie vers la base ; la marge latéro-ventrale des valves péniennes est munie, sur toute sa longueur, d'une rangée de fins denticules bruns à pointe dirigée vers la base de l'aedeagus. Le lobe ventral des valves péniennes forme une grande dent aiguë. Apodèmes basaux relativement courts, arqués près de la base. Plaque basale large, apparemment de la longueur des apodèmes (mais cassée sur la préparation).

Allodynerus (fig. 39). Partie distale de l'aedeagus étroite, légèrement renflée à l'apex. Lobe ventral des valves péniennes en triangle saillant, pointu ou arrondi à l'extrémité. Apodèmes basaux assez grêles, fortement incurvés. Plaque basale à peu près de même longueur que les apodèmes, ou un peu plus longue.

Ancistrocerus (fig. 40). Partie distale de l'aedeagus assez forte, progressivement rétrécie jusqu'à l'apex, qui est plus ou moins renflé selon les espèces. Lobe ventral des valves péniennes saillant, à bord arrondi. Apodèmes basaux assez grêles, faiblement incurvés. Plaque basale effilée, de même longueur que les apodèmes.

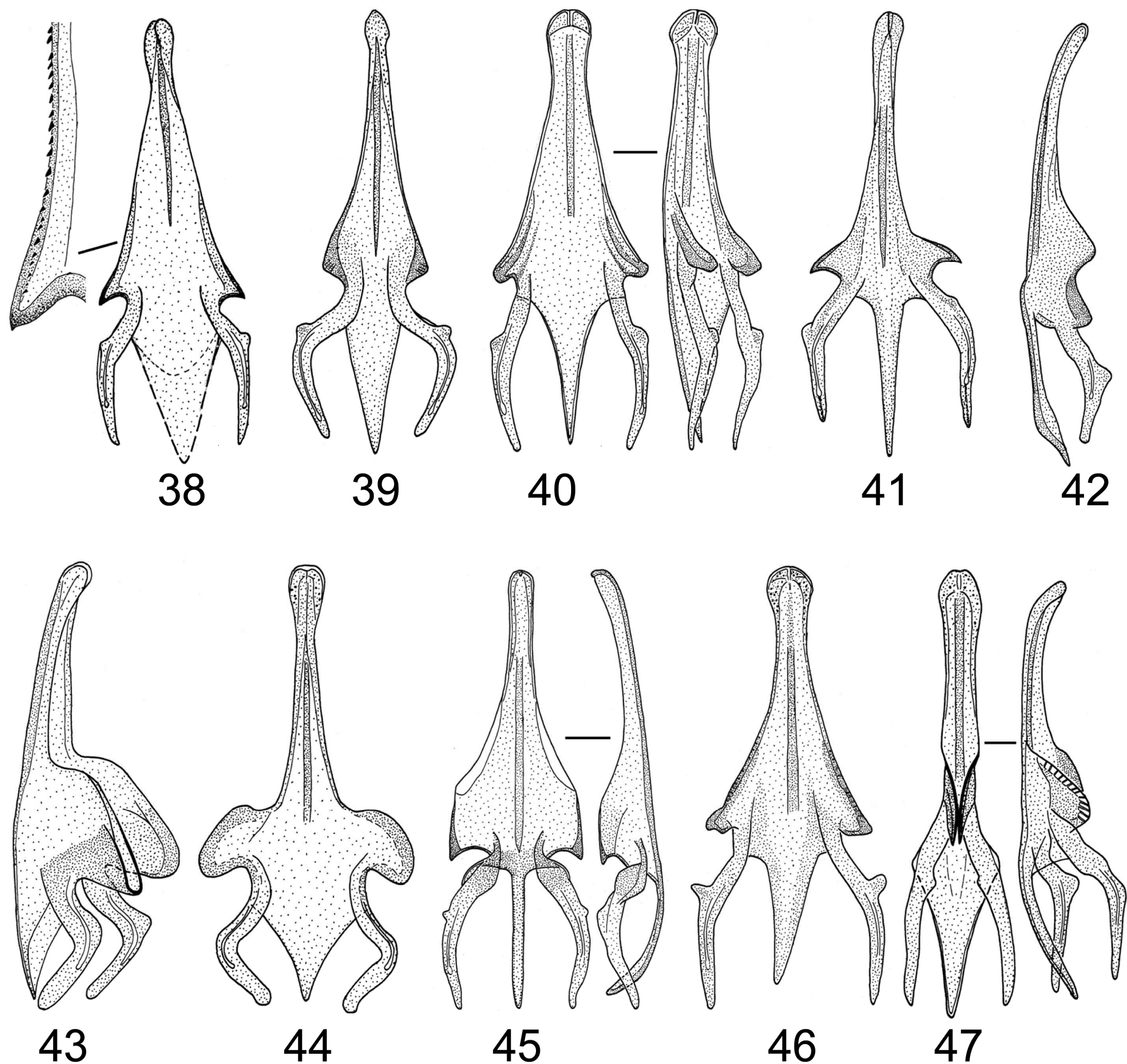


Fig. 38-47. – Aedeagus de différents Eumeninae, vue ventrale et parfois latérale ou latéro-ventrale. – 38, *Alastor atropos* Lepeletier. – 39, *Allodynerus delphinalis delphinalis* (Giraud). – 40, *Ancistrocerus nigricornis* (Curtis). – 41, *Antepipona deflenda* (Saunders). – 42, *Delta unguiculatum* (Villers). – 43, *Discoelius dufourii* Lepeletier. – 44, *Discoelius zonalis* (Panzer). – 45, *Eumenes mediterraneus mediterraneus* Kriechbaumer. – 46, *Euodynerus curictensis* Blüthgen. – 47, *Eustenancistrocerus blanchardianus* (Saussure).

Antepipona (fig. 41). Partie distale de l'aedeagus étroite et allongée, à peine renflée à l'apex. Lobe ventral des valves péniennes formant une forte dent aiguë chez *A. deflenda*, mais arrondi chez les autres espèces examinées. Apodèmes basaux assez fortement arqués, mesurant environ la moitié de la partie distale de l'aedeagus (incluant valves péniennes et leurs lobes ventraux). Plaque basale grêle, soit plus longue que les apodèmes, soit subégale ou plus courte, selon les espèces.

Delta (fig. 42). Partie distale de l'aedeagus étroite, allongée, à peine renflée à l'apex. Lobe ventral des valves péniennes formant une saillie largement échancrée sur son bord ventral, l'échancrure étant limitée par un lobe distal arrondi et un lobe basal un peu plus pointu et sclérifié. Apodèmes basaux courts, fortement arqués. Plaque basale apparemment (mal conservée) un peu plus longue que les apodèmes.

Discoelius (fig. 43-44). Partie distale de l'aedeagus longue et étroite, l'apex renflé. Lobe ventral des valves péniennes très large, plus ou moins développé selon les espèces, à bord ventral arrondi. Apodèmes basaux assez courts, fortement arqués. Plaque basale courte, large à la base, de même longueur que les apodèmes.

Eumenes (fig. 45). Partie distale de l'aedeagus allongée, assez étroite, non ou à peine élargie à l'apex. Baguette dorsale sur toute la longueur de la partie distale. Lobe ventral des valves péniennes grand, large, sa marge ventrale rectiligne ou presque rectiligne, terminée par une dent pointue dirigée vers la base de l'aedeagus. Apodèmes basaux bien développés, coudés, présentant chacun un épaississement basal qui précède l'apophyse latérale. Plaque basale généralement étroite, allongée, sensiblement de même taille que les apodèmes.

Euodynerus (fig. 46). Partie distale de l'aedeagus allongée, fortement élargie à la base qui passe progressivement aux lobes ventraux. Tête de l'aedeagus épaissie. Lobes ventraux saillants, subtriangulaires à pointe plus ou moins arrondie. Apodèmes basaux allongés, peu courbés. Plaque basale assez étroite, moins longue que les apodèmes.

Eustenancistrocerus (fig. 47). Partie distale de l'aedeagus longue, à côtés subparallèles, l'apex faiblement épaissi. Lobe ventral des valves péniennes assez large, à bord ventral arrondi fortement sclérifié, creusé de canalicules perpendiculaires à la surface de la cuticule. Apodèmes basaux allongés, peu courbés. Plaque basale large à la base, puis progressivement rétrécie, de longueur proche de celle des apodèmes basaux.

Gymnomerus (fig. 48). Valves péniennes particulièrement larges et courtes, sans renflement apical, tronquées à l'apex qui forme un large bourrelet ; du côté basal, les valves péniennes passent progressivement dans les lobes ventraux à marge très largement arrondie. Chaque lobe ventral des valves péniennes est séparé, par une encoche étroite et profonde, d'un *lobe ventral accessoire* (*lac*, fig. 48), plus petit et triangulaire. Baguette dorsale fortement sclérifiée. Apodèmes basaux assez courts et fortement arqués. Plaque basale apparemment assez courte (mais peut-être incomplète sur la préparation).

Katamenes (fig. 49). Partie distale de l'aedeagus longue, fortement rétrécie avant l'apex, qui est à peine élargi. Chaque valve pénienne se renfle en un lobe ventral peu développé, à marge rectiligne ou faiblement concave, terminée par un angle légèrement saillant. Baguette dorsale bien sclérifiée se prolongeant, à sa base, entre les lobes ventraux des valves péniennes, par un puissant *bras médian* (*bm*, fig. 49) dirigé ventralement ; cette structure n'a jamais été observée sur un autre genre d'Eumeninae. Apodèmes basaux assez longs, presque rectilignes. Plaque basale sensiblement plus courte que les apodèmes. Un petit *sclérite médio-ventral*, figuré en noir, se place ventralement à la plaque basale (en fait il est inclus dans une membrane qui relie les deux apodèmes basaux).

Leptochilus (fig. 50-51). On note une assez grande variabilité intragénérique dans la forme de l'aedeagus. La partie distale de l'aedeagus est grande, assez large, à côtés subparallèles ; sa partie terminale, non ou faiblement renflée, est creusée d'une cavité médiane (invagination tégumentaire) de forme ovale, de taille plus ou moins grande (cette cavité s'est ouverte sur la préparation représentée fig. 51). Les lobes ventraux sont grands, très saillants, bien séparés des valves péniennes ; leur forme varie selon l'espèce. Chez *L. alpestris* (fig. 50) le lobe ventral est plus ou moins triangulaire, son bord distal (postérieur) forme un plateau sclérifié muni de fins denticules ; en outre chaque lobe ventral présente, vers son milieu, un renforcement subtriangulaire, arrondi à l'extrémité, qui semble correspondre à une petite poche invaginée (une telle structure ne semble jamais avoir été observée chez d'autres espèces et d'autres genres d'Eumeninae). Chez *L. duplicatus* (fig. 51) le lobe ventral des

valves péniennes est grossièrement rectangulaire, son bord ventral échancré limité par deux fortes saillies sclérifiées, une distale et une proximale. Chez d'autres espèces, le lobe ventral forme un grand triangle pointu à son extrémité. Plaque basale généralement assez étroite, à peu près de la longueur des apodèmes.

Microdynerus (fig. 52-53). Partie distale de l'aedeagus très allongée et étroite, élargie apicalement. Le lobe ventral de chaque valve pénienne peut être simple, son bord distal formant un plateau sclérifié muni de nombreux denticules comme chez *M. exilis* (fig. 52) ou plus complexe, son bord latéro-ventral concave limité par une partie distale saillante et par une forte dent basale dirigée latéralement, comme chez *M. nugdunensis* (fig. 53). Apodèmes basaux assez grêles, courts. Plaque basale plus longue que les apodèmes.

Odynerus (fig. 54-55). Partie distale de l'aedeagus assez courte, plus ou moins renflée à l'apex. Baguette dorsale bien sclérifiée. Lobe ventral des valves péniennes bien développé, saillant, rectangulaire et large chez *O. albopictus*, arrondi et suivi d'un *lobe accessoire* (*lac*) plus petit chez *O. melanocephalus*. Chez toutes les espèces examinées, le bord latéral du lobe ventral présente une aire sclérifiée munie de nombreux denticules. Les apodèmes basaux sont assez forts, incurvés. Plaque basale large à sa partie proximale, rétrécie en triangle vers l'apex, à peu près de même longueur que les apodèmes. Un sclérite médio-ventral (*smv*) plus ou moins allongé, en position ventrale par rapport à la plaque basale, est présent chez toutes les espèces d'*Odynerus* examinées.

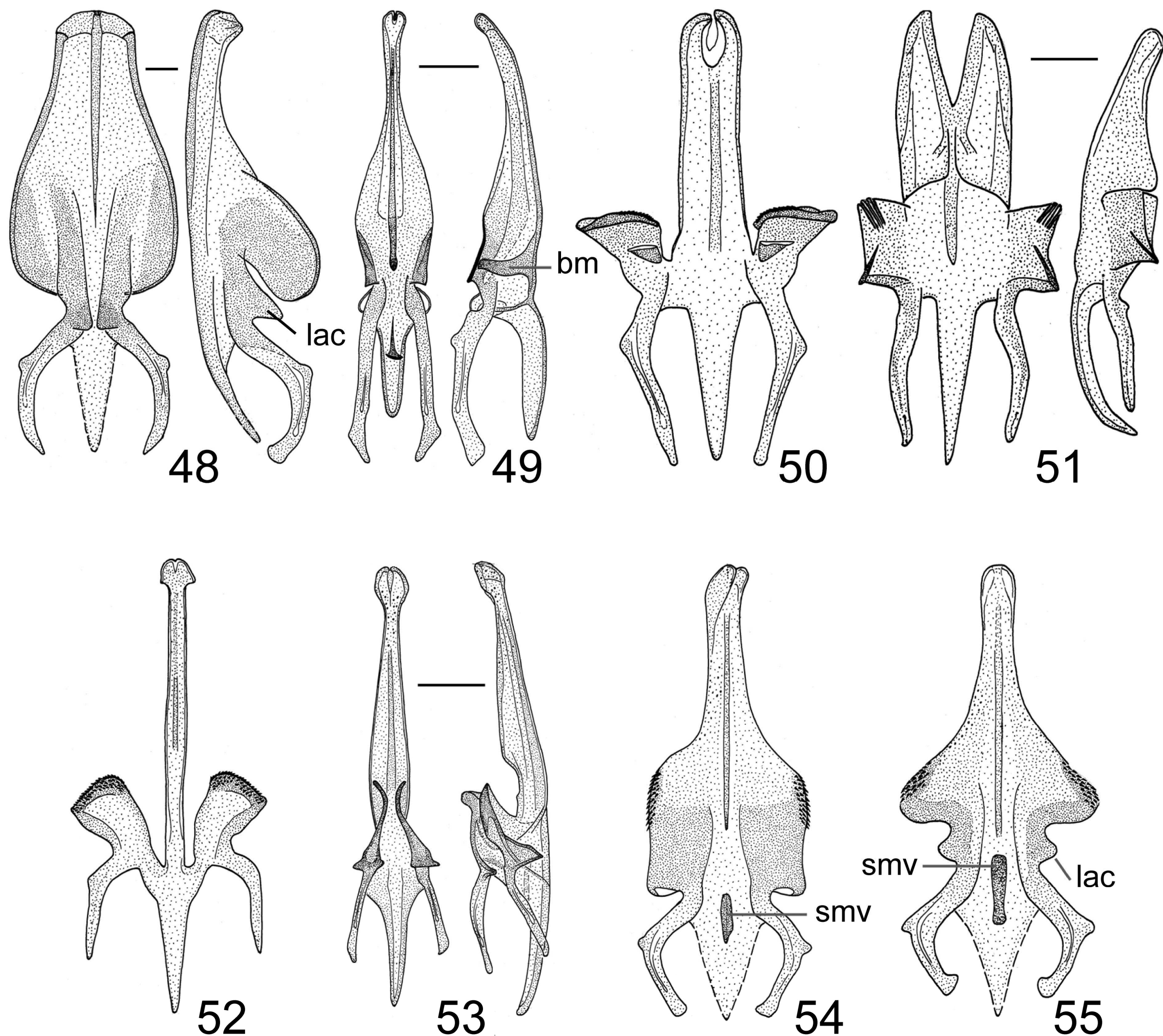


Fig. 48-55. – Aedeagus de différents Eumeninae, vue ventrale et parfois latérale ou latéro-ventrale. – 48, *Gymnomerus laevipes laevipes* (Shuckard) (*lac*, lobe ventral accessoire). – 49, *Katamenes arbustorum* (Panzer) (*bm*, bras médian). – 50, *Leptochilus alpestris iberobarbarus* Blüthgen. – 51, *Leptochilus duplicatus* (Klug). – 52, *Microdynerus exilis* (Herrich-Schaeffer). – 53, *Microdynerus nugdunensis nugdunensis* (Saussure). – 54, *Odynerus albopictus* Saussure. – 55, *Odynerus melanocephalus melanocephalus* (Gmelin) (*bm*, bras médian ; *smv*, sclérite médio-ventral).

Paragymnomerus (fig. 56). Partie distale de l'aedeagus courte et étroite ; sa partie proximale élargie passe progressivement dans les lobes ventraux allongés, chacun des lobes terminé par une saillie triangulaire dirigée vers la base de l'aedeagus. Apodèmes basaux très courts, peu incurvés. Plaque basale large proximalement, nettement plus longue que les apodèmes basaux. Présence d'un petit sclérite médio-ventral, entre les valves péniennes, rappelant, en plus petit, celui observé chez les *Odynerus*.

Parodontodynerus (fig. 57). Partie distale de l'aedeagus très allongée, assez étroite et à bords subparallèles, à peine élargie à l'apex. Lobe ventral des valves péniennes relativement petit, à bord ventral arrondi très sclérifié, saillant vers la partie basale de l'aedeagus. Apodèmes basaux assez grêles, faiblement arqués. Plaque basale un peu plus longue que les apodèmes.

Pterocheilus (fig. 58). Partie distale de l'aedeagus assez étroite, renflée à l'apex. Lobe ventral des valves péniennes grand, allongé, sa marge concave limitée distalement par une saillie portant de nombreux denticules, et proximalement par un lobe largement arrondi. Apodèmes basaux courts et épais. Plaque basale un peu plus longue que les apodèmes.

Stenodynerus (fig. 59). Partie distale de l'aedeagus longue, un peu renflée à l'apex. Sur un exemplaire de *S. fastidiosissimus laborans*, chaque valve pénienne présentait sur son bord latéro-ventral une série de soies spiniformes ; mais ce type particulier de soies, à cet emplacement, apparemment inconnu chez les Eumeninae, n'a pas été retrouvé sur un autre exemplaire de la même sous-espèce, ni chez aucune autre espèce de *Stenodynerus*. Lobe ventral des valves péniennes de forme variable selon les espèces. Chez *S. bluethgeni,* c'est un lobe simple arrondi sur ses bords, saillant vers la base de l'aedeagus ; chez d'autres espèces, notamment chez *S. chevrieranus*, le bord latéral du lobe ventral est concave, la concavité limitée par une partie distale saillante munie de denticules, et par une forte dent basale. Apodèmes basaux allongés, assez grêles, régulièrement incurvés. Plaque basale étroite et longue, subégale aux apodèmes.

Symmorphus (fig. 60). Partie distale de l'aedeagus allongée, progressivement rétrécie avant l'apex qui est plus ou moins élargi. Le lobe ventral des valves péniennes forme, chez *S. gracilis*, un fort triangle à pointe aiguë dirigée ventralement ; la paroi épaissie du lobe ventral est perforée de petits pores. Chez d'autres espèces le lobe ventral forme une saillie à bord ventral arrondi. Apodèmes basaux assez allongés, coudés. Plaque basale étroite, sensiblement de même longueur que les apodèmes ou un peu plus longue, selon les espèces.

Syneuodynerus (fig. 61). Partie distale de l'aedeagus assez large, un peu élargie à l'apex. Lobe ventral des valves péniennes formant une forte saillie émoussée à l'apex. Apodèmes basaux allongés, presque rectilignes, chaque apodème pourvu d'une forte apophyse latérale. Plaque basale de même longueur que les apodèmes.

Tropidodynerus (fig. 62). Partie distale de l'aedeagus assez large, très peu renflée à l'apex. Lobe ventral des valves péniennes grand, à marge latérale largement arrondie, la paroi cuticulaire épaisse traversée de fins canalicules qui s'ouvrent en surface par des pores. Apodèmes basaux courts, fortement arqués. Plaque basale apparemment large et courte (peut-être incomplète sur la préparation).

DISCUSSION ET CONCLUSION

SNODGRASS (1941), dans son étude fondamentale sur de nombreuses familles d'Hyménoptères, a fourni une interprétation morphologique cohérente pour l'ensemble des genitalia mâles et pour les sclérites des derniers segments du gastre. Son étude a porté notamment sur deux espèces d'Eumeninae [*Monobia quadridens* (Linné, 1763) et une espèce indéterminée de *Odynerus s. l.*], sur une espèce de Polistinae, *Polistes canadensis annularis* (Linné, 1763) [*Polistes annularis* (Linné, 1763)], et sur deux espèces de Vespinae, *Vespula maculata* (Linné, 1763) [*Dolichovespula maculata* (Linné, 1763)] et *Vespa crabro* Linné, 1758. En s'appuyant principalement sur les données ontogéniques fournies par ZANDER (1900) sur le développement postembryonnaire des genitalia mâles de *Vespa germanica* Fabricius, 1763 [*Vespula germanica* (Fabricius, 1763)], SNODGRASS a rejeté l'idée d'une origine appendiculaire des genitalia mâles et proposé une terminologie qui a été suivie par la plupart des auteurs, en particulier par RICHARDS (1956) dans une introduction détaillée à une clé des familles d'Hyménoptères de

la faune britannique. Mais pour d'autres morphologistes, qui s'appuient sur l'anatomie comparée et notamment sur une comparaison avec les insectes primitifs (Archaeognatha), les genitalia mâles des Hyménoptères dérivent de l'évolution de formations appendiculaires du 9ᵉ segment abdominal (= segment 8 du gastre). C'est la conception retenue dans le présent article. Le sujet a donné lieu autrefois à de multiples discussions qu'il n'est pas utile de développer ici ; le lecteur intéressé pourra consulter par exemple la revue de SNODGRASS (1957), l'ouvrage de MATSUDA (1976) ou le chapitre du *Traité de Zoologie* sur l'abdomen des insectes (BITSCH, 1979).

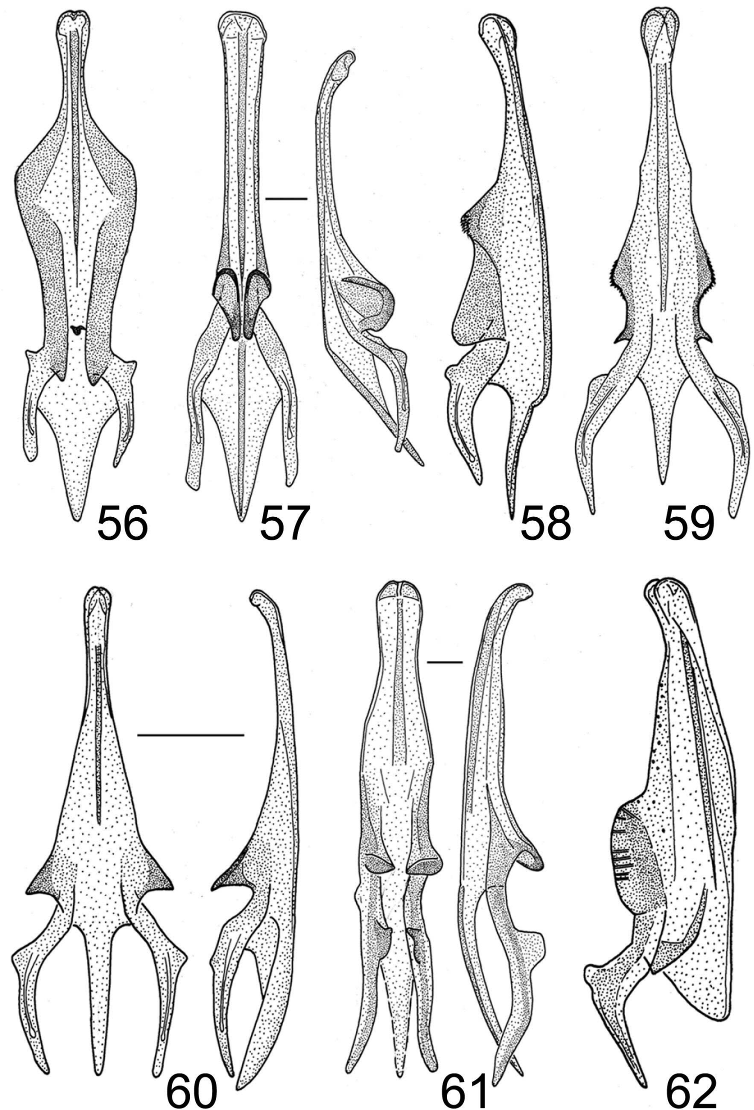


Fig. 56-62. – Aedeagus de différents Eumeninae, vue ventrale et parfois latérale ou latéro-ventrale. – 56, *Paragymnomerus spiricornis spiricornis* (Spinola). – 57, *Parodontodynerus ephippium ephippium* (Klug). – 58, *Pterocheilus luteiscapus* Gusenleitner. – 59, *Stenodynerus chevrieranus* (Saussure). – 60, *Symmorphus gracilis* (Brullé). – 61, *Syneuodynerus egregius egregius* (Herrich-Schaeffer). – 62, *Tropidodynerus flavus flavus* (Lepeletier).

De nombreuses études consacrées à la sytématique des Eumeninae ont fait appel à des caractères morphologiques tirés des genitalia mâles. C'est le cas par exemple des travaux de MÓCZÁR (1938) sur les espèces du genre *Odynerus s. l.* de Hongrie ; de BOHART (1939, 1940) sur les espèces d'*Odynerus* (*Odynerus*) et de *Pterocheilus* d'Amérique du Nord ; de nombreuses publications de GIORDANI SOIKA (en particulier 1958a, 1958b, 1960a, 1960b, 1969) sur différentes espèces d'Eumeninae ; de TUSSAC & TUSSAC (1981, 1985) ; de TUSSAC (1996) sur une espèce nouvelle d'*Antepipona* du sud de la France ; et de HERMES (2007) pour la distinction des deux espèces néotropicales du genre *Plagiolabra*. D'autres travaux, comportant des analyses cladistiques destinées à élucider les relations phylogénétiques entre différents taxa, ont également utilisé des caractères tirés de la morphologie des genitalia mâles. Ce sont notamment les études de CARPENTER & CUMMING (1985) sur les genres d'Eumeninae d'Amérique du Nord ; de WILLINK & ROIG-ALSINA (1998) sur les espèces du genre *Pachyodynerus* vivant principalement en Amérique centrale et du sud ; de HERMES & MELO (2008) dans une révision des espèces américaines du genre *Pseudodynerus*. Ces travaux fournissent des données intéressantes concernant la variabilité spécifique des structures génitales mâles des Eumeninae, mais elles sont en général assez sommaires, limitées à quelques genres, le plus souvent non européens.

L'ensemble des observations montre à la fois un plan structural commun et, dans le détail, une grande variabilité des différents composants selon les genres et les espèces.

L'examen des derniers segments du gastre a été limité, dans le présent travail, à quelques espèces ; il est donc insuffisant pour tirer des conclusions, même provisoires, sur l'évolution possible des derniers tergites et sternites chez les Eumeninae. On constate seulement des

variations dans la forme des sclérites, surtout dans celle du sternite composite 7 + 8. En pratique, les modifications de forme, en particulier les proportions longueur/largeur, sont difficiles à mesurer, car ces sclérites sont plus ou moins fortement convexes et généralement très aplatis dans les préparations microscopiques. Des caractères intéressants paraissent fournis par la longueur et la forme du *spiculum gastrale* porté par le sternite 8 du gastre. D'autres caractéristiques concernent la chétotaxie : présence de "soies ordinaires" de taille et de densité plus ou moins grande selon les espèces ; chez certaines espèces, présence de soies modifiées en épines ou écailles, notamment sur le bord distal du tergite 7. Une étude minutieuse de ces caractères, étendue à de nombreuses espèces, pourrait faire ressortir des données utiles en systématique.

L'*anneau basal* est bien développé chez tous les Eumeninae, nettement séparé des gonocoxites dont il recouvre les parties basales. La taille et la forme de l'anneau basal varient un peu au sein de la sous-famille, mais en pratique, son observation n'est pas facile, car il est fragile et souvent écrasé dans les préparations microscopiques.

Les *gonocoxites* sont de grands sclérites plus ou moins allongés, progressivement rétrécis vers l'apex. On remarque que le bord médio-ventral de chaque gonocoxite forme un "lobe ventral" plus ou moins développé, dont le bord présente des modifications de forme selon les espèces. D'autres caractères, comme l'angle basal ou la forme du lobe distal, arrondi ou tronqué, pourraient aussi être utilisés par les systématiciens.

La présence d'un *gonostyle* allongé, pointu, dont la base est longuement soudée au gonocoxite correspondant, caractérise de manière générale les Eumeninae. Dans le détail, leur forme apparaît plus ou moins élancée selon les espèces, et la partie basale plus ou moins élargie peut présenter une profonde échancrure, par exemple chez *Katamenes arbustorum*. La longueur du gonostyle par rapport à celle du gonocoxite correspondant varie sensiblement selon les espèces. MÓCZÁR (1938) s'est borné à noter, au sein du genre *Odynerus s. l.*, la présence de styles (spinae) longs, moyens, ou courts, selon les sous-genres qu'il propose. Du fait de la longue soudure de la base du gonostyle sur le côté du gonocoxite, il paraît judicieux de mesurer, non pas la longueur totale du gonostyle, mais seulement celle de sa partie libre, et de la rapporter à la longueur du gonocoxite ; on note alors des rapports qui varient schématiquement de 0,80 pour les styles longs à 0,25 pour les styles les plus courts. CHARNLEY (1973), qui a examiné la capsule phallique de nombreux Vespidae, a proposé de calculer un "*parameral spine index*" comme étant le rapport entre la longueur de la partie libre du gonostyle ("*parameral spine*") au-delà de l'extrémité du gonocoxite ("*paramere*") et la longueur totale du gonocoxite + gonostyle, multiplié par 100. Les valeurs de cet indice varient de 0 (certaines espèces de *Vespa*) à 45 (l'Euménide *Synagris analis* Saussure, 1852) ; les autres espèces étudiées présentent des indices de valeur intermédiaire (par exemple 26 chez l'Euménide *Discoelius merula* Haliday, 1836). D'une façon générale, les Eumeninae ont des gonostyles plus longs (indices supérieurs à 22) que les Polistinae et Vespinae. Toutefois cet indice variant aussi selon les espèces au sein d'un même genre, il ne peut à lui seul servir à établir une classification générique des Eumeninae. La longueur du gonostyle a aussi été retenue comme l'un des caractères (le caractère 37) utilisés dans l'analyse cladistique des Vespidae réalisée par CARPENTER (1982).

La plupart des systématiciens ayant examiné les genitalia mâles des Eumeninae ont décrit et représenté les *volselles* de manière sommaire, alors qu'il s'agit de structures complexes, d'interprétation morphologique parfois délicate. Les différentes parties de la volselle présentent des modifications notables selon les taxa, et différents auteurs ont utilisé certains caractères tirés de la forme du digitus et de la cuspis pour la discrimination des espèces. La révision des espèces américaines du genre *Zethus* Fabricius, 1804, faite par BOHART & STANGE (1965) comporte une description assez détaillée de la volselle, mais inverse digitus et cuspis, comme

cela a déjà été noté par CARPENTER & CUMMING (1985). L'analyse cladistique de HERMES & MELO (2008) portant sur le genre *Pseudodynerus* prend en compte trois caractères tirés de la morphologie des volselles ; ils concernent la forme du "*digitus basal apodeme*" (racine ventrale du digitus), la présence ou l'absence d'épines sur la "*lamella of digitus*" (lobe distal du digitus ?) et la longueur de la cuspis.

Les variations de détail concernant les volselles des Eumeninae portent essentiellement sur la longueur et la largeur du corps volsellaire, sur la forme et la disposition de la crête volsellaire et de son bras basal, sur la taille relative de la cuspis, sur la forme du digitus et de son lobe basal muni de conules. Les modifications concernent également la chétotaxie : longueur et densité des "soies ordinaires", présence localisée, dans certains taxa, de soies plus longues ou de champs de soies épaissies, etc. Toutefois les volselles sont des structures en majeure partie faiblement sclérifiées ; elles sont souvent déformées dans les préparations microscopiques, de sorte qu'il est difficile de définir avec précision la forme et les dimensions de certains de leurs composants.

Chez la plupart des genres, les volselles présentent des caractéristiques communes, celles des diverses espèces ne se distinguant que par quelques détails de structure et de chétotaxie ; mais dans d'autres genres les variations intragénériques sont plus importantes. Parfois on note une ressemblance dans la structure des volselles appartenant à des genres différents, que cela corresponde ou non à une parenté phylogénétique entre les deux genres. Voici quelques exemples à ce sujet.

Les volselles d'*Allodynerus*, caractérisées par le grand développement du corps volsellaire et par le digitus court et très large, présentent une ressemblance notable avec les volselles d'*Eustenancistrocerus*, genre qui semble pourtant éloigné. Les volselles d'*Ancistrocerus* et celles d'*Antepipona* ont des points communs qui, dans ce cas, pourraient traduire une certaine parenté (les deux genres apparaissent rapprochés dans le cladogramme fourni par VERNIER, 1997). Les volselles de *Leptochilus* diffèrent assez peu d'une espèce à l'autre, mais elles se distinguent bien de celles du genre voisin *Microdynerus*, qui sont caractérisées notamment par la présence d'épines ou de soies spiniformes sur la crête volsellaire et au moins sur la base du digitus. Toutefois, chez *Microdynerus perezi*, la volselle, dépourvue des soies spécialisées, ressemble davantage à celle d'un *Leptochilus*, remarque qui avait déjà été faite par GIORDANI SOIKA (1958b). Or *Microdynerus perezi* est une espèce parfois rattachée au genre *Alastorynerus* Blüthgen, 1938, que certains auteurs considèrent comme un genre indépendant qui serait plus proche de *Leptochilus* que de *Microdynerus*. Une étude plus détaillée du taxon *Alastorynerus* serait nécessaire pour parvenir à des conclusions solides à ce sujet.

Dans le genre *Odynerus*, les volselles de nombreuses espèces présentent des caractéristiques communes, notamment le corps volsellaire large, la crête volsellaire très développée et coudée à la base, la présence de nombreuses soies épaissies, plus ou moins longues, sur le corps volsellaire et sur le bord médial du digitus. Mais, parmi les espèces examinées ici, deux font exception : *O. albopictus* et *O. reniformis*, dont les volselles sont beaucoup plus allongées et dépourvues de soies spécialisées. Or ces deux espèces ont été classées dans le sous-genre *Spinicoxa* Blüthgen, 1938, distinct des *Odynerus s. str*. Enfin chez *Odynerus consobrinus*, placé dans le sous-genre *Monoplomerus* (= *Allogymnomerus*), la volselle est du type *Odynerus s. str*., suggérant une parenté entre les deux taxa. Ainsi, la forme et la chétotaxie des volselles, malgré certaines difficultés d'observation, peuvent fournir des caractères intéressants pour la discrimination des espèces et pour l'étude des relations phylogénétiques entre sous-genres et genres.

La forme et les proportions des divers constituants de l'*aedeagus* des Eumeninae, faciles à mettre en évidence sur des préparations microscopiques, présentent une importante variabilité

selon les genres et les espèces. La partie distale de l'aedeagus (résultant de la soudure des deux valves péniennes) est plus ou moins allongée, souvent étroite, ou plus large, à côtés subparallèles ou progressivement divergents vers la base. L'extrémité distale peut être renflée en une "tête" séparée du reste de l'aedeagus par une région collaire rétrécie. Chaque valve pénienne se renfle en un lobe basal qui peut être simple, formant une saillie triangulaire à pointe aiguë ou émoussée, ou plus large, son bord ventral arrondi ou rectiligne, parfois échancré, souvent terminé par une dent dirigée vers la base de l'aedeagus. Il est parfois accompagné d'un lobe accessoire situé à la base de l'apodème basal, par exemple chez plusieurs espèces d'*Odynerus*. Des différenciations cuticulaires localisées peuvent être présentes, par exemple une série de denticules le long des marges latéro-ventrales des valves péniennes (comme dans le genre *Alastor*), ou des aires munies de denticules placées sur une partie des lobes ventraux (comme dans le genre *Odynerus*). Une baguette dorsale, plus ou moins fortement sclérifiée, est distincte chez presque toutes les espèces; dans le genre *Katamenes* elle est accompagnée d'un fort bras dorso-ventral (déjà observé par GIORDANI SOIKA, 1960a). Les apodèmes basaux sont plus ou moins allongés, arqués ou coudés près de la base, parfois presque rectilignes ; leur longueur varie par rapport à la longueur totale de l'aedeagus. La plaque basale est plus ou moins étroite, de longueur souvent égale à celle des apodèmes, ou plus longue, rarement plus courte. L'aedeagus du genre *Gymnomerus* ressemble à celui de certains *Odynerus*, ce qui pourrait être l'indication d'une parenté entre ces deux genres. Dans le genre *Microdynerus*, la partie distale des valves péniennes est longue et fine, contrairement au cas des *Leptochilus* ; mais chez *Microdynerus perezi*, rattaché au sous-genre *Alastorynerus*, la forme du lobe distal de l'aedeagus se rapproche davantage de celle d'un *Leptochilus*, suggérant un rapprochement entre ces taxa, comme cela a été noté plus haut à propos des volselles. Par contre, dans le genre *Odynerus*, on n'observe pas de structure particulière de l'aedeagus chez les espèces rattachées au sous-genre *Spinicoxa*, contrairement aux observations faites à propos des volselles.

Les modifications morphologiques dans la forme et la chétotaxie des différentes pièces composant les genitalia mâles des Eumeninae résultent évidemment d'une évolution des structures à partir d'un plan fondamental commun, si on accepte l'idée que les Eumeninae constituent un groupe monophylétique. Malheureusement ce plan fondamental reste inconnu. Pour chacun des caractères examinés, on peut distinguer un certain nombre d'états différents, mais l'étude morphologique à elle seule ne permet pas d'ordonner les différents états. En principe, une comparaison avec d'autres taxa apparentés (outgroups) mais différents du groupe étudié, devrait permettre de déterminer, pour chaque caractère, un état ancestral (plésiomorphe) et un ou plusieurs états dérivés (apomorphes). C'est la méthode couramment utilisée par les auteurs en vue de reconstructions phylogénétiques (CARPENTER & CUMMING, 1985 ; WILLINK & ROIG-ALSINA, 1988 ; HERMES & MELO, 2008). Mais, comme le soulignent HERMES & MELO, il est difficile de coder les variations complexes des caractères génitaux en états distincts ; de plus la polarité des états obtenue par le critère de comparaison outgroup est discutable. Il faut naturellement tenir compte des modifications convergentes qui ont pu se réaliser dans différentes lignées. Même en se reportant aux analyses cladistiques intra-génériques réalisées sur les Eumeninae, celle de CARPENTER & CUMMING (1985) sur les genres d'Amérique du Nord, et celle de VERNIER (1997) sur les genres européens, il ne paraît pas possible de proposer un scénario évolutif pour les différentes pièces constituant les genitalia mâles.

La position phylogénétique des Zethinae ou Discoeliinae a été souvent discutée. Divers auteurs en ont fait une sous-famille distincte des Eumeninae *s. str.* ; c'est le cas par exemple de BLÜTHGEN (1961), RICHARDS (1962), BOHART & STANGE (1965), et KROMBEIN (1979). GIORDANI SOIKA (1969), dans une révision des Discoeliinae australiens, montre qu'il existe d'importantes variations dans la morphologie des genitalia mâles selon les espèces, mais sans

qu'il soit possible de dégager des caractères communs qui seraient différents de ceux des autres Eumeninae. CHARNLEY (1973) conserve la sous-famille des Discoeliinae ; il représente les genitalia mâles des genres *Zethus* et *Discoelius*, mais n'en tire pas de conclusion quant à une évolution particulière des structures. D'après les analyses de CARPENTER (1982), les Zethinae ne constituent pas un groupe naturel au sein des Eumeninae. L'analyse cladistique réalisée par CARPENTER & CUMMING (1985) aboutit à un cladogramme dans lequel le genre *Zethus* occupe une position basale par rapport à tous les autres genres d'Eumeninae néarctiques. De même le cladogramme présenté par VERNIER (1997) pour 29 genres d'Eumeninae européens, place le genre *Discoelius* en position basale, mais le cladogramme est incomplètement résolu. Les observations faites ici sur les genitalia mâles de deux espèces de *Discoelius*, *D. dufourii* et *D. zonalis*, montrent bien certaines particularités des volselles et des aedeagus (conformes à celles figurées par BOHART & STANGE (1985) pour de nombreuses espèces de *Zethus*), mais ces particularités restent dans le cadre de la variabilité de ces structures au sein des Eumeninae et ne justifient pas à elles seules l'existence d'une sous-famille distincte des autres Eumeninae.

En conclusion, il apparaît que les derniers segments du gastre et les genitalia mâles des Eumeninae se composent de structures complexes qui, sous un plan général commun, présentent une grande variabilité de détail, dépendant des genres et des espèces considérées. Une étude minutieuse de ces structures, prenant en compte la forme, les proportions relatives et la chétotaxie des divers éléments qui les composent, doit donc fournir de précieux indices aux systématiciens pour la discrimination de taxa à différents niveaux, et doit permettre aux phylogénéticiens de définir des caractères précis en vue d'analyses cherchant à mieux connaître les relations de parenté entre les taxa.

REMERCIEMENTS. – Le présent travail a été commencé à la suite du don de nombreuses préparations microscopiques de genitalia mâles de Vespidae, don qu'avait bien voulu me faire Hubert Tussac (Cahors). Celui-ci avait entrepris l'étude des genitalia mâles pour parvenir à une meilleure discrimination des espèces. Malheureusement, de graves ennuis de santé l'avaient empêché de continuer son travail et il avait souhaité que l'étude soit poursuivie par un autre entomologiste. Hubert Tussac est décédé en décembre 2009 et le présent article est un hommage à ses qualités exceptionnelles d'observateur et de préparateur. Par ailleurs, je tiens à remercier vivement Bruno Gereys (Oraison, Alpes-de-Haute-Provence) qui m'a fourni de nombreux insectes déterminés me permettant de compléter la série de préparations initiales ; il a eu aussi l'amabilité de relire une première version de cet article et de me faire d'utiles remarques à son sujet. Mes remerciements s'adressent également au Pr. Leopoldo Castro (Teruel, Espagne) qui a accepté de relire très minutieusement un premier manuscrit de cet article et qui m'a fait part de nombreuses remarques judicieuses qui m'ont conduit à modifier sensiblement le texte initial. Enfin je voudrais remercier ma femme Colette qui, à l'aide du logiciel Photoshop, a composé les planches de dessins qui illustrent l'article.

AUTEURS CITÉS

BITSCH J., 1979. – Morphologie abdominale des Insectes (p. 291-578). *In* : Grassé P.-P. (éd.), *Traité de Zoologie,* **8** (2) : 291-578.

BLÜTHGEN P., 1961. – Die Faltenwespen Mitteleuropas (Hymenoptera, Diploptera). *Abhandlungen der deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Klasse für Chemie, Geologie und Biologie,* **1961** (2) : 1-251.

BOHART R. M., 1939. – Taxonomy of the typical subgenus *Odynerus* in North America (Hymenoptera, Vespidae). *The Pan-Pacific Entomologist,* **15** : 76-104.

—— 1940. – A revision of the North American species of *Pterocheilus* and notes on related genera. *Annals of the Entomological Society of America,* **33** : 162-208.

BOHART R. M. & STANGE L. A., 1965. – A revision of the genus *Zethus* Fabricius in the Western Hemisphere (Hymenoptera: Eumenidae). *University of California Publications in Entomology,* **40** : 1-208.

CARPENTER J. M., 1982. – The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). *Systematic Entomology,* **7** (1) : 11-38.

CARPENTER J. M. & CUMMING J. M., 1985. – A character analysis of the North American potter wasps (Hymenoptera: Vespidae, Eumeninae). *Journal of Natural History,* **19** (5) : 877-916.

CHARNLEY H. W., 1973. – The value of the propodeal orifice and the phallic capsule in vespid taxonomy (Hymenoptera, Vespidae). *Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences,* **26** : 1-79.

GIORDANI SOIKA A., 1958a. – Notulae vespidologicae, I. Sulla *Pseudepipona tripunctata* e specie affini. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia,* **10** [1957] : 129-137.

—— 1958b. – Notulae vespidologicae, III. Su *Alastorynerus* (Blüthg.) e generi affini. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia,* **10** [1957] : 149-160.

—— 1960a. – Notulae vespidologicae, V. Biogeografia e sistematica del sottogenere *Katamenes* (M.-W.). *Bollettino del Museo civico di Storia naturale di Venezia,* **11** [1958] : 57-71.

—— 1960b. – Notulae vespidologicae, XIV. - Le specie etiopiche del genere *Odynerus* Latr. XV. - L'*Odynerus gestroi* auct.. XVI. - Le specie etiopiche dei generi *Pterocheilus* Kl., *Pseudochilus* Sauss., *Parachilus* n. gen. e *Pteromenes* n. gen. *Atti della Società italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia naturale in Milano,* **99** : 361-409.

—— 1969. – Revisione dei Discoeliinae australiani. *Bollettino del Museo civico di Storia naturale di Venezia,* **19** [1966] : 25-100.

HERMES M. G., 2007. – Contribution to the knowledge of the neotropical genus *Plagiolabra* von Schulthess (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). *Zootaxa,* **1583** : 15-22.

HERMES M. G. & MELO G. A. R., 2008. – Revision and cladistic analysis of the eumenine wasp genus *Pseudodynerus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). *Systematic Entomology,* **33** (2) : 361-394.

KROMBEIN K. V., 1979. – Superfamily Vespoidea (p. 1469-1522). *In* : *Catalog of Hymenoptera North of Mexico, vol. 2. Apocrita (Aculeata)*. Smithsonian Institution Press, Washington.

MATSUDA R., 1976. – *Morphology and evolution of the insect abdomen*. Oxford: Pergamon Press, 532 p.

MÓCZÁR L., 1938. – Systematische Studien über die *Odynerus*-Arten des historischen Ungarn (Taf. V-X). *Festschrift zum 60. Geburtstage von Prof. Dr. E. Strand* (Riga), **4** : 590-627.

RICHARDS O. W., 1956. – Hymenoptera, introduction and keys to families. *Handbooks for the identification of British Insects,* **6** (1) : 1-94.

—— 1962. – *A revisional study of the Masarid wasps (Hymenoptera, Vespoidea)*. London, British Museum (Natural History), vii + 294 p.

SNODGRASS R.E., 1941. – The male genitalia of Hymenoptera. *Smithsonian Miscellaneous Collections,* **99** (14) : 1-86.

—— 1957. – A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **135** (6) : 1- 60.

TUSSAC H., 1996. – Description d'*Antepipona gusenleitneri* nov. spec. (Hymenoptera, Eumenidae) provenant du Languedoc, France métropolitaine. *Linzer biologische Beiträge,* **28** (1) : 535-542.

TUSSAC H. & TUSSAC M., 1981. – Présence en France et en Espagne d'*Allodynerus koenigi* et révision des espèces françaises. *L'Entomologiste,* **37** (4-5) : 195-203.

—— 1985. – Description du mâle de *Leptochilus (Neoleptochilus) beaumonti* Giordani Soika 1953 (Hym., Eumenidae). *L'Entomologiste,* **41** (3) : 129-131.

VERNIER R., 1997. – Essai d'analyse cladistique des genres d'Eumeninae (Vespidae, Hymenoptera) représentés en Europe septentrionale, occidentale et centrale. *Bulletin de la Société neuchâteloise des Sciences Naturelles,* **120** (1) : 87-98.

WILLINK A. & ROIG-ALSINA A., 1998. – Revisión del généro *Pachodynerus* (Hymenoptera: Vespidae, Eumeninae). *Contributions of the American Entomological Institute,* **30** (5) : 1-117.

ZANDER E., 1900. – Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Hymenopteren. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie,* **67** : 461-489.
